Acta Arachnologica, 51(1): 73–78, June 28, 2002

【総説】

カタハリウズグモの網構造の可塑性とその機能について

渡部　健

京都大学大学院理学研究科動物生態学研究室
〒606–8502　京都市左京区北白川追分町

はじめに

クモの張る網は，生物の創造的な営みの中にあって，ひときわ美しい造形の一つといえるでしょう．クモは一条の糸を巧みに編み上げて網を作りますが，紡ぎあげられる網のデザインは多種多様です．種ごとに様々な技巧をこらしてつくられる美しい網の数々は，全て，クモが獲物を手に入れるための優れた道具に他なりません．クモが形成する網構造の多様性とは，糸を使って餌を捕獲するという課題にたいし，クモ類が長い進化の道のりを経て導き出した解の多様性と考える事もできるでしょう．

たしかにクモは網で餌を捕獲するのですが，どのように網を使っているのか，網がどのように設計されているのかについては，まだまだ充分に理解されてはいません．私は，体長 1 cm に満たないカタハリウズグモ（*Octonoba sybotides*）という円網を張るクモが，どのように網糸を使って餌を捕獲するのかについて調べました．以下，近年の研究で分かってきたことを紹介します．

カタハリウズグモの網

最初に，カタハリウズグモの網の特徴を説明します．このクモは，朽ち木の洞，崖下，岩のすき間など薄暗い場所に小型の円網を張ります．カタハリウズグモが属するウズグモ科のクモの張る網では，横糸を包む篩板糸と呼ばれる微小繊維の束（パフ）が餌昆虫を吸着します．特に興味深いのは，円網の中心部（轂部）に見られる，「隠れ帯」とよばれる帯状の白い糸の固まりです（図 1）．「ウズグモ」という和名は，この白帯が渦模様である時の印象をもとに付けられた名前です．しかし，野外でカタハリウズグモの網を見ると，渦だけではなく直線状の白帯も頻繁に見られます（図 1 下）．こうした現象は以前から知られていて，図鑑の説明にも記載されています．しかし，渦や線状など異なる形の隠れ帯を付けるのは何故なのかについては，満足な説明が見当たりませんでした．「カタハリウズグモが円網につける渦型や線型の隠れ帯には，どのような意味があるのだろう？」これが，私の研究テーマになりました．
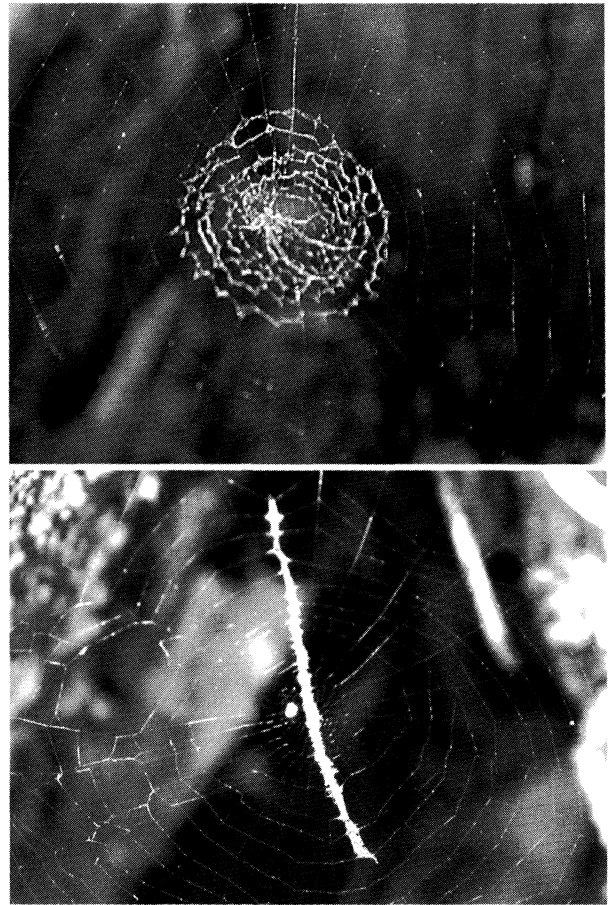
図 1. カタハリウズグモの網の轂（こしき）部にみられる隠れ帯．渦型（写真・上）と線型（写真・下）の 2 タイプがある．

隠れ帯の謎

隠れ帯はウズグモばかりではなく，コガネグモなど複数の種が張る円網でも見ることができます．直感的には，昆虫が細い網糸に気づくことができずに網に接触する事でクモは餌を捕獲できていると考えられます．そうだとすると，網の中心部付近に白く目立つ隠れ帯を付けると，昆虫が網の存在に気づいてしまい，餌の捕獲効率が悪くなってしまいそうです．このため，クモが何のために隠れ帯をつけるのかは，長らく議論の的になってきました．主な仮説として，（1）円網全体の張力を調節（不均等を解消）する (Robinson & Robinson 1970)，（2）円網を補強する (Robinson & Robinson 1970, 1973)，（3）捕食者を回避する (Eberhard 1973; Ewer 1972; Lubin 1975)，（4）円網の存在を鳥に知らせて破壊されないようにする (Blackledge 1998; Eisner & Nowicki 1983)，（5）紫外線を反射する事で餌昆虫を誘引する (Craig & Bernard 1990; Tso 1996)，というものがあります．このうち，野外調査や実験によって有力視されているのは（4）と（5）の仮説です．カタハリウズグモの隠れ

帯の機能も，こうした仮説で説明できるでしょうか？　カタハリウズグモは，鳥が飛ぶような場所に円網を張ることはないので，(4) の仮説は当てはまりそうにありません．そこで，(5) の餌昆虫誘因仮説をカタハリウズグモでも検証してみました．

隠れ帯のついた網では餌が多く捕れる

昆虫誘因仮説とは，隠れ帯が餌昆虫から見て目立つ事を逆手にとり，そこに積極的な利点を見いだそうとする仮説です．ハエ目やハチ目など多くの昆虫では，紫外光に誘引される性質が知られています．そこで，紫外光を強く反射する隠れ帯で昆虫を誘引し，周辺の見えにくい網糸で捕らえようとしているという仮説です．室内実験により，カタハリウズグモの隠れ帯が，紫外線を反射することで餌となるハエ目昆虫（実験ではショウジョウバエを利用）を誘引することができることが分かりました（Watanabe 1999a）．また，野外の調査では（渦型・線型どちらでも）隠れ帯を付けている網の方が，付けていない網よりも多くの餌がとれていることも分かりました（Watanabe 1999a）．この結果は，餌昆虫誘因仮説と矛盾しません．これで，隠れ帯をつける意義については，一つの妥当な解釈を与えることができそうです．しかしながら，肝心の疑問である，「どうして渦型と線型の 2 タイプの隠れ帯があるのか？」については，この結果からは何も分かりません．異なるタイプの隠れ帯を付けることの機能的な説明は別に考えなければなりません．

隠れ帯の型は個体の栄養状態を反映する

個体識別して，カタハリウズグモがどのような隠れ帯の型をつけるかを毎日観察すると，同じ個体が線型の帯をつけるときもあれば渦型の帯をつけることもあることに気づきます．つまり，クモ個体がどのような条件のもとで隠れ帯の型を変えるのか？を問う事が必要なのです．結論から言うと，カタハリウズグモは，餌が多くとれているときには線型の隠れ帯を付け，餌が取れずに飢えてくると隠れ帯の型を渦型にかえることが分かりました（図 2）．野外の調査地で隠れ帯の型の頻度の季節変化を調べたところ，餌昆虫が多い春から初夏にかけては線型の隠れ帯を付けた個体の割合が比較的多く，餌昆虫が減っていく秋に向けて，渦型の隠れ帯を付けた円網の割合が増えていく現象も確認されました（Watanabe 2000a）．カタハリウズグモのつける隠れ帯の型は，個体の栄養状態を反映していると考えて間違いないようです．

餌への反応

上記の事実が分かってきた頃，海外の研究者がクモが飢えの度合いによって，網へかかった餌への反応を変えるという現象を見つけました（Herberstein et al. 1998）．飢えた個体は餌への反応が速くなり，普段は無視するような小さな餌へも反応するというのです．カタハリウズグモでは，個体の飢え度合いが隠れ帯の型に反映されていることがわかったので，同じ現象が見られるならば，渦型の隠れ帯を付けたときには，線型の隠れ帯を付けているときに較べて餌への反応が速くなることが期待されます．結果は，比較的大きな餌への反応時間は変わらないが，小さな餌への反応速度は確かに速くなりました（図 3）．

私は，小さな餌への反応速度の変化をもたらした要因と
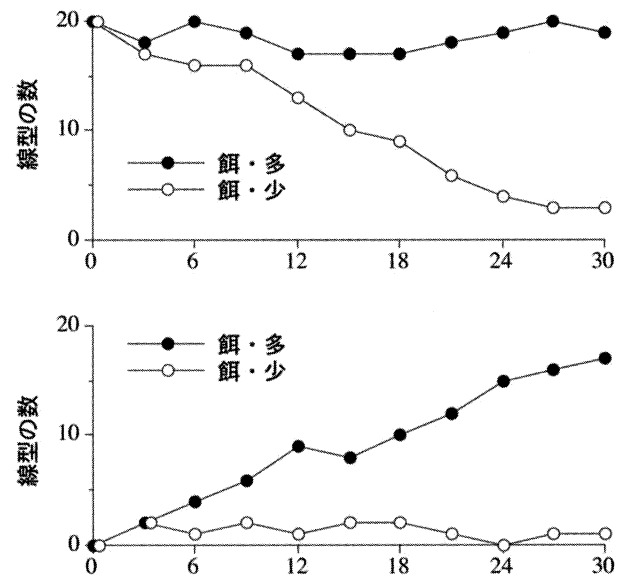
図 2. 給餌頻度を変えて飼育し，隠れ帯のタイプの出現頻度の変化を調べた．横軸は実験開始からの日数．上の図は，全ての個体（n=20）が線形の状態で，下の図は全ての個体（n=20）が渦型の状態で実験を開始した場合の結果．給餌量が少ないと渦型が増え，給餌量が多いと線型が増える（Watanabe 1999b を改変）．
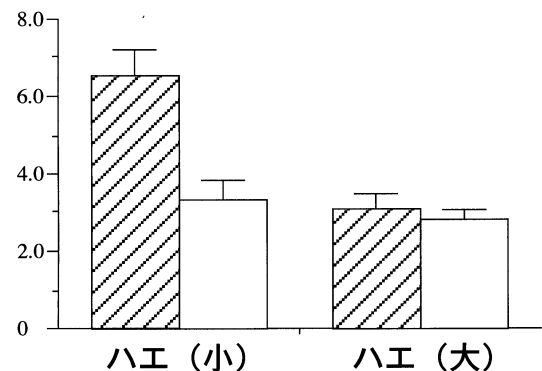
図 3. 線型および渦型の隠れ帯を付けた網を形成したクモが，網におかれた大きさの異なるショウジョウバエに気づいてから捕獲し始めるまでの時間の平均値（n=30）．斜線：線型，白抜き：渦型．縦軸の単位は秒（Watanabe 2000b を改変）．
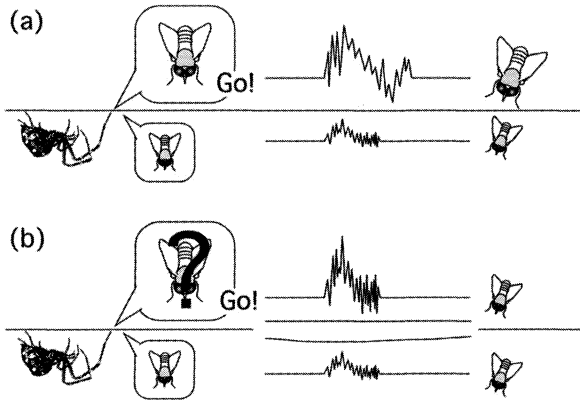
図 4. 大きな餌と小さな餌への反応が異なる場合，(a) 媒体の縦糸の性質が一定ならば，カタハリウズグモは伝わる振動情報の差異から餌サイズを判断して反応を決めていると考えられる．しかし，(b) 縦糸の張力が変化するならば，同じサイズでも伝達される振動情報の性質が変化する．

して，二つの可能性を考えました．一つは，小型の餌の発する振動に対して捕獲反応を引き起こしやすくなっているという内的な要因です（図 4a）．これは，個体が飢えの度合いに応じて行動を変えた場合，その至近要因として最も普通の説明です．しかし，糸を使うクモならではの可能性として，小さな餌の振動情報の伝達の仕方が変化したから，という別の可能性も考えられます（図 4b）．

後者のアイディアについてもう少し詳しく説明します．クモの円網の轂部での縦糸と横糸の交叉を詳しく観察してみると，横糸が縦糸を横切るときに，少しだけ縦糸に沿うように付着しています（図 5）．このため，ジグザグ模様になっています．このような交叉の仕方で横糸方向に張力が加わると，縦糸方向でも張力が生じる事になります．多くの種の円網の轂部にみられる六角形の網目模様は，このような歪みが繰り返されることで生じていると考えられます．実は，渦型の隠れ帯を良く観察すると，滑らかな渦ではなく，轂部の横糸と同様なジグザグな線である事が分かります（図 1 上）．また，渦型と線型の隠れ帯をつけた網で轂部の縦糸の歪みを比較すると，渦帯がついた網の縦糸の方が轂部での歪みが大きいという事も分かりました（Watanabe 2000b）．つまり，渦型の隠れ帯を付けた網では，線型の隠れ帯をつけた網よりも縦糸の張力が大きくなっている可能性があります．

クモが縦糸を伝わる振動によって網にかかった物体の性質を認知するならば，振動の媒体である縦糸の張力の変化は，伝達される振動情報の性質を変えてしまうため，餌認知に関して大きな影響を与えると考えられます．直感的には糸電話を思い浮かべてもらうと分かりやすいと思います．糸がたるんだ状態では，小さな声は良く聞こえませんが，糸をピンと張れば聞こえます．つまり，渦型の隠れ帯をつけることで縦糸の張力が大きくなり，小さな餌が発する微小な振動を検知しやすくなっているというのが後者の仮説です．
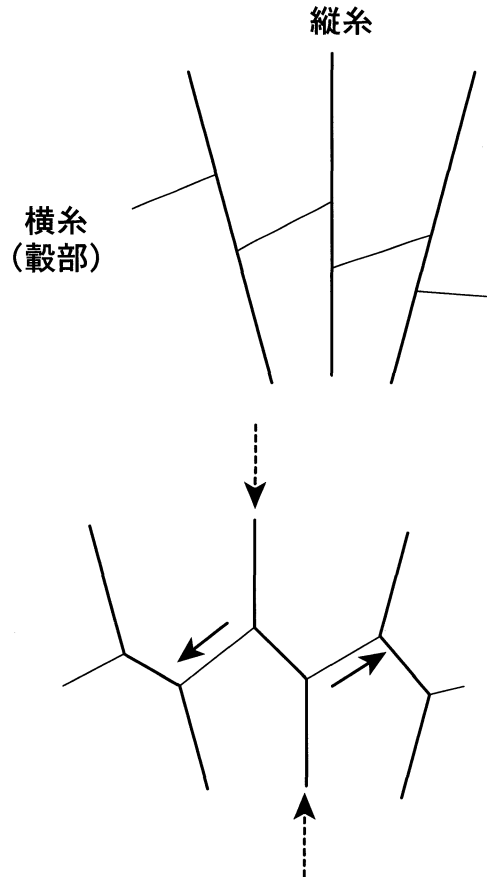
図 5. 横糸（轂糸）と縦糸の接合部の概念図．横糸方向へ引っ張る力によって，縦糸方向への張力が生じる（Watanabe 2000b を改変）．

実験の結果，クモの反応速度の変化は，クモ自身の栄養状態よりも異なる網の構造によって引き起こされていることが分かりました（図 6）．餌を充分与えられて線型の隠れ帯を付けた個体は，通常は小さな餌への反応が遅いのですが，渦型の隠れ帯のついた別の網へ移すと反応が速くなるのです．

それでは，線型の隠れ帯はどのような機能を持つでしょう．線状の帯は，円網の短径に沿って張られる傾向があります（渡部 未発表）．線型の隠れ帯を付けた場合，カタハリウズグモは隠れ帯に沿った向きの姿勢をとるので，体重を円網の短径方向に集中させている状態になっています．これは，餌昆虫を誘引する利点を保持しつつ網全体の張力を緩める合理的な方法のように思われます．

隠れ帯の型と網構造の変化の対応関係

カタハリウズグモの隠れ帯には，網糸の張力を調節する
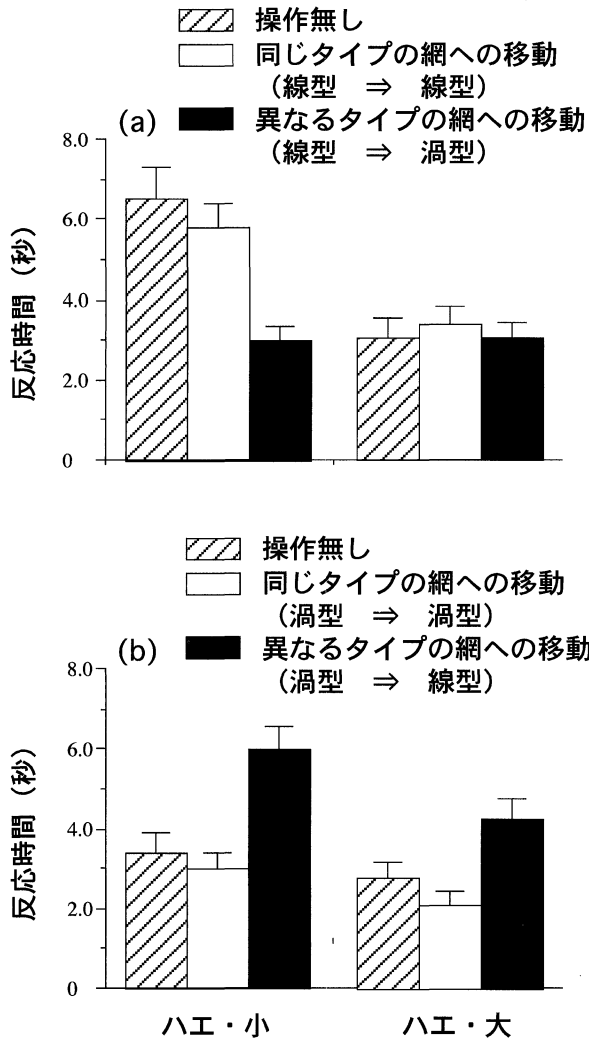
図 6. 別個体の張った網へ移して，大きさの異なる餌への反応時間の変化を比較した．同じタイプの網への移動によって，反応時間は異ならなかった．しかし，線型から渦型へ移動した個体は小さな餌へも素早く反応するようになり，渦型から線型へ移動した個体は，小さな餌への反応が遅くなった（Watanabe 2000b を改変）．

図 7. カタハリウズグモの円網の横糸間隔と捕獲域面積の平均値．線型の隠れ帯を付けた網と渦型の隠れ帯を付けた網では，どちらの形質においても統計的に有意な差があった（Watanabe 1999a を改変）．

機能があるという考えは，仮説（1）と言葉のうえでは似ていますが，内容は全く異なります．カタハリウズグモは，網の張力を均等にしたいのではなく，飢えの度合いに応じて餌サイズを選択するという採餌戦略を遂行するために張力を変化させている，という主張です．つまり，餌が多いときには効率の良い大型の餌のみを狙い，餌が少ないときにはサイズを選ばないという餌選択の切り替えが行われていると考えるのです．

隠れ帯の型（線・渦）で区別して網全体の構造を調べてみると，興味深い違いが見つかりました．おおざっぱにいって，渦型の隠れ帯を付けた円網は面積が大きく，横糸間隔が狭い（目の細かい）網であるのに対し，線型の隠れ帯をつけた円網は小さくて，横糸間隔が広い（目の粗い）網になっているのです（図 7）．このような変化は，飢えたカタハリウズグモが小さな餌昆虫をも標的にしていると考えると理解できます．隠れ帯を渦型にすることで小さな餌への感度を高めると同時に，網全体も小さな餌がかかりやすい構造へと変化していたのです．

行動ルールの合理性

カタハリウズグモは，自己の飢え度合いを手がかりに網の構造を変えていると考えられます．このような単純な行動ルールでうまく採餌できているといえるのでしょうか？

図 8 は，野外で渦型と線型の隠れ帯で区別される網で捕獲される餌個体数に差があるかどうかを調べた結果です．餌昆虫が多い日には，両タイプの網で捕獲される餌昆虫数に大きな差はないのですが，餌昆虫が少ないときには渦型の隠れ帯をつけた網のほうが，より多くの餌が取れています（Watanabe 2001）．これは，先に述べた渦型の隠れ帯を持つ網が，小型の餌昆虫を捕獲するのに優れた構造になっているのに加えて，餌が少ないときには，平均的な餌サイズも小さくなっているという状況も影響を与えていると考えられます（図 9）．

カタハリウズグモは，あまり網を張る場所を移動させないので，個体の栄養状態は環境中の餌量の増減に左右され
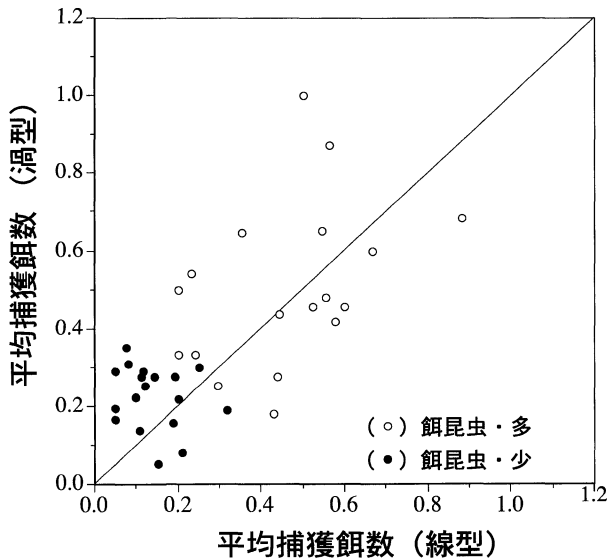
図 8. 2 タイプの網（線型・渦型）の餌捕獲率の比較．各点はスキャン・サンプリングで確認された各タイプの網の平均捕獲昆虫数．白丸は，網周辺の環境中に餌昆虫が豊富なとき，黒丸は餌昆虫が少ないときのデータ．餌が多いときには，両タイプの網間で捕獲餌数に有意な差はないが，餌昆虫が少ないときには，渦型の網でより多くの餌が捕れている（Watanabe 2001 を改変）．
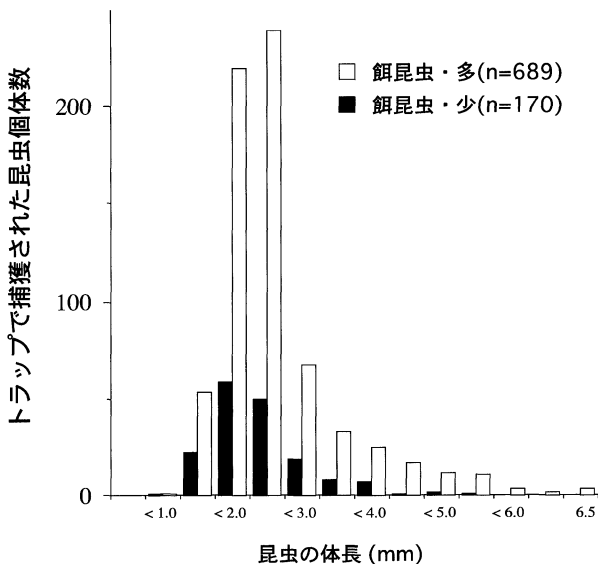
図 9. 粘着紙を用いたトラップで捕獲された昆虫のサイズの頻度分布．餌昆虫が少ない日に捕獲された餌のサイズは，餌昆虫が多い日に捕獲された餌サイズよりも有意に小さい（Watanabe 2001 を改変）．

ているようです．そうであるならば，飢えている状況と，環境中の餌の平均サイズが小さくなる状況が概ね対応する事になり，行動ルールに従う事で環境の変化に適応した網構造の変更ができていると考えられます．

おわりに

動物の採餌行動は個体の適応度に影響するもっとも重要な要素であり，強い自然選択にさらされていると考えられます．個体にとっての餌の要求と餌環境は常に変動しており，この変動性に対処するために，動物はしばしば状況に応じて採餌の方法を変更する必要が生じます．カタハリウズグモの網構造にみられる可塑性は，野外環境での採餌効率を可能な限り高める適応的な可塑性であると考えられます．

カタハリウズグモの網の機能に関しては，隠れ帯に注目する事で，クモがただ漫然と同じように網を張るのではなく，網構造を微細かつ合理的に調整している様子が見えてきました．隠れ帯の研究のメインストリームはコガネグモ属（*Argiope*）のクモについてであり，それらとは議論がかみ合わない部分もあります．しかし，隠れ帯の大きさに個体の栄養状態が反映されたり，クモ個体が隠れ帯の型を変えたりすることなど，共通する現象が，それぞれの研究者の着想の出発点になっているようです．円網に限らず，どの網構造にも餌を捕獲するための設計原理というものがあるならば，変動する餌環境のもとでは，それらは固定的なものではなく，可塑性に富むものになっているのではないでしょうか．クモの網の造形に秘められたダイナミックな機能についての研究はまだまだ端緒についたばかりといえます．

引用文献

Blackledge, T. A. 1998. Stabilimentum variation and foraging success in *Argiope aurantia* and *Argiope trifasciata* (Araneae: Araneidae). J. Zool. Lond., 246: 21–27.

Craig, C. L. & Bernard, G. D. 1990. Insect attraction to ultraviolet-reflecting spider webs and web decorations. Ecology, 71: 616–623.

Eberhard, W. G. 1973. Stabilimenta on the webs of *Ulobprus diversus* (Araneae: Uloboridae) and other spiders. J. Zool. Lond., 171: 367–384.

Eisner, T. & Nowicki, S. 1983. Spider-web protection through visual advertisement: role of the stabilimentum. Science, 219: 185–187.

Ewer, R. F. 1972. The devices in the web of the West African spider *Argiope flavipalpus*. J. Nat. Hist., 6: 159–167.

Herberstein, M. E., Abernethy, K. E., Backhouse, K., Bradford, H., de Crespigny, F. E., Luckock, P. R. & Elgar, M. A. 1998. The effect of feeding history on capture behaviour in the orb-web spider *Argiope keyserlingi* (Araneae: Araneidae). Ethology, 104: 565–571.

Lubin, Y. D. 1975. Stabilimenta and barrier webs in the orb webs of *Argiope argentata* (Araneae, Araneidae) on Daphne and Santa Cruz Islands, Galapagos. J. Arachnol., 2: 119–126.

Robinson, M. H. & Robinson, B. 1970. The stabilimentum of the orb web spider, *Argiope argentata:* an improbable defence against predators. Can. Entomol., 102: 641–655.

Robinson, M. H. & Robinson, B. 1973. The stabilimenta of *Nephila clavipes* and the origins of stabilimentum building in araneids. Psyche, 80: 277–288.

Tso, I-M. 1996. Stabilimentum of the garden spider *Argiope trifasciata:* a possible prey attractant. Anim. Behav., 48: 19–34.

Watanabe, T. 1999a. Prey attraction as apossible function of the silk decoration of the uloborid spider *Octonoba sybotides*. Behav. Ecol., 10: 607–611.
Watanabe, T. 1999b. The influence of energyetic state on the form of stabilimentum built by *Octonoba sybotides* (Araneae: Uloboridae). Ethology, 105: 719–725.
Watanabe, T. 2000a. Life history and seasonal change in the frequency of dimorphic stabilimenta of the orb-web spider, *Octonoba sybotides* (Uloboridae). Acta Arachnol., 49: 1–12.
Watanabe, T. 2000b. Web tuning of an orb-web spider, *Octonoba sybotides,* regulates prey-catching behaviour. Proc. R. Soc. Lond., 267: 565–569.
Watanabe, T. 2001. Effect of web design on the prey capture efficiency of the uloborid spider *Octonoba sybotides* under abundant and limited prey conditions. Zool. Sci., 18: 585–590.

【Review】*Plasticity and function of the orb-web design in the spider* Octonoba sybotides. *by Takeshi Watanabe*